MORFOLOGÍA DE TRICOMAS FOLIARES EN ESPECIES DE *SOLANUM* SECCIÓN *ACANTHOPHORA* (SOLANACEAE), PRESENTES EN VENEZUELA

William A. Granada-Chacón y Carmen E. Benítez de Rojas

Instituto de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía
Universidad Central de Venezuela
Apdo. 4579, Maracay, Estado Aragua, VENEZUELA
E-mail: williamgranada@latinmail.com, cbenitez@telcel.net.ve

RESUMEN

Se caracterizó la morfología cualitativa y cuantitativa de tricomas foliares en *S. acerifolium* Dun., *S. agrarium* Sendtn., *S. capsicoides* All. y *S. mammosum* L. (sección *Acanthophora* Dun.). Se seleccionaron 5–10 hojas frescas en máxima expansión foliar, procedentes de 3–5 individuos, que luego fueron preservadas en FAA 70%; también se utilizó a razón de 4–5 hojas rehidratas en lactofenol por cada espécimen de herbario. Se hicieron montajes microscópicos, utilizando la porción media de la lámina foliar y del peciolo; además se hicieron montajes de lámina foliar aclarada. La diversidad morfológica de tricomas permitió separarlos en tres tipos básicos: simples, estrellados y glandulares, con varios subtipos. Se describen 11 subtipos en *S. agrarium* y 7 en la restantes especies. A cada subtipo se le determinó su ubicación en las distintas partes de la hoja. Se presenta una clave basada en rasgos tricomáticos y las ilustraciones de los tricomas descritos. La diversidad de los tricomas en las especies estudiadas, prueba ser un criterio taxonómico de alto valor para distinción de miembros del género *Solanum*.

ABSTRACT

The qualitative and quantitative morphology of foliar trichomes in *S. acerifolium* Dun., *S. agrarium* Sendtn., *S. capsicoides* All. and *S. mammosum* L. (section *Acanthophora* Dun.) where characterized. Five to ten fresh, fully expanded leaves from 3–5 individuals, were preserved in FAA 70%. Herbarium specimens were also used (4–5 leaves from each specimen). Fragments of fresh material (middle portion of leaf and petiole) and herbarium material for microscope examination. The diversity of the morphological trichomes studied separate into three basic types: simple, glandular, and estellate, with several subtypes. Eleven subtypes are described in *S. agrarium* and seven in the other species. A key fixed on trichomatic features and the illustrations of the described trichomes is presented. The diversity of trichome types and morphology of trichomes are useful characters in identifying species of the genus *Solanum*.

INTRODUCCIÓN

La sección *Acanthophora* Dun. conforma, con otras 26 secciones, al subgénero *Leptostemonum* (Dunal) Bitter del género *Solanum* (D'Arcy 1991). Comprende *ca.* 18 especies de América tropical y subtropical; algunas de las cuales, como *Solanum aculeatissimum* Jacq., *S. capsicoides* All., *S. mammosum* L., y *S. viarium* Dun., fueron introducidas en el viejo mundo (Nee 1991, 1999). Esta sección fue

descrita por Dunal (1813), teniendo a *S. mammosum* L., como especie tipo. Posteriormente, en 1852, este mismo autor redefine el grupo e incluye las 53 especies hasta el momento conocidas, distribuidas en dos subgrupos denominados "*Psilocarpa*" y "*Lasiocarpa*." En 1962, Seithe estudió ampliamente la pubescencia en *Solanum* y señaló para la Sectio *Simplicipilum* Bitt. (section *Acanthophora* Dun.) tricomas estrellados, espinosos y porrectos; de una a varias células alargadas. Posteriormente la misma autora en 1979, reúne la pubescencia de *Solanum* en ocho tipos básicos de tricomas, describe sus variaciones y otros aspectos sobre el desarrollo ontogenético.

Dada la relevancia de las características asociadas al indumento en miembros solanáceos, identificamos y describimos los tricomas foliares en especies de *Solanum* secc. *Acanthophora*. Igualmente, se determinaron las dimensiones morfométricas de los tipos descritos y la ubicación de cada uno de ellos, en las distintas partes de la hoja.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este estudio se usó material vegetal fresco y de herbario (Cuadro 1). El material fresco se preservó en FAA 70% y se seleccionaron de 5–10 hojas adultas, del tercio medio de la planta y procedentes de tres o más individuos. El material de herbario se re-hidrató en lactofenol durante 1–2 meses (Peña y Saralegui 1982), y se tomaron 3–4 hojas por espécimen. De las hojas se extrajeron la parte media de la lámina foliar (0.5 cm de ancho y 1cm de largo) y el pecíolo (0.5 cm de largo); y se seccionaron transversalmente a mano libre. Los cortes se tiñeron con azul de toluidina 0.5% o safranina acuosa 1%, e inmediatamente se montaron en agua-glicerina (v:v) para preparaciones semipermanentes.

Para obtener preparaciones permanentes (Roth 1964), las porciones vegetales incluidas en parafina se cortaron con un micrótomo de rotación con un espesor 15 µm. Los cortes se tiñeron con azul de toluidina acuosa 1% (Sakai 1973) y posteriormente se desparafinaron y montaron en Bálsamo de Canadá.

Para observar las epidermis de la hoja en vista frontal, se elaboraron aclarados de la lámina foliar, siguiendo las metodologías de Shobe y Lerten (1967) y Dizeo de Strittmatter (1973), con algunas modificaciones (Granada-Chacón y Benítez de Rojas 2005). Los materiales foliares frescos fijado en FAA 70% y el rehidratado en lactofenol, se cortaron en segmentos de 1 cm^2 y se colocaron en etanol al 96% durante 15 min a 60° C. Luego se transfirieron a una solución 1:1 de etanol 96% e hidróxido de sodio 5% en solución acuosa, durante 15 min a 60°C. Seguidamente, el material se lavó con agua destilada 3 veces y se colocó en una solución de hipoclorito de sodio al 5.25%, hasta que el tejido se tornó translúcido, lo que ocurrió en 3 min en *S. acerifolium* y *S. mammosum*, y en 3–5 min en las especies restantes. Después el material se lavó con agua destilada 5 veces durante 3 min. Finalmente las secciones se tiñeron con azul de toluidina

Cuadro 1. Especímenes estudiados.

Especie	Especímenes (MY)	Altitud (m snm)	Estado	Hábitat
S. acerifolium	*Granada, W.* 61	1500	Miranda	Selva nublada
	Granada, W. 62	1700		
	Granada, W. 63	1450		
	Granada, W. 69	1000	Mérida	Maleza en cafetal
S. agrarium	*Granada, W.* 58	50–100	Aragua	Espinar costanero, vegetación secundaria
	Fernández, Antonio 1481 (Material desecado)	-	Lara	Selva deciduas
	Trujillo, B. 5556 (Material desecado)	-	Lara	Selva deciduas
	Trujillo, B. 6783 (Material desecado)	-	Lara	Selva deciduas
S. capsicoides	*Granada, W.* 66	-	Mérida	Cultivada, ornamental
	Granada, W. 68	-	Mérida	Cultivada, ornamental
S. mammosum	*Granada, W.* 59	450	Aragua	Sabanas arboladas
	Granada, W. 72	-	Carabobo	Cultivada, ornamental
	Granada, W. 73	400	Carabobo	Maleza en potreros

al 0.5% o con safranina al 1%. En el primer caso el tejido se mantuvo inmerso en el colorante durante 1 min, y en el segundo durante 5-15 seg.

Para identificar y describir los tipos de tricomas, se observaron con un microscopio óptico (Biomed-Leiz) las preparaciones en sección transversal y aclarados de las porciones vegetales seleccionadas. Así, se identificaron los tipos básicos y las variantes en cada uno de ellos, seleccionándose como formas consistentes, aquellas que ocurrían regularmente en cada espécimen analizado por especie. Simultáneamente, se consideró la localización topográfica de cada uno de los tipos tricomáticos según: superficies adaxial y abaxial de la lámina foliar, nervadura principal y pecíolo. Las partes componentes en cada tipo tricomático, se midieron con ayuda de un ocular calibrado a una escala de referencia, determinándose la longitud del tricoma, largo y ancho de sus células componentes y diámetro de la base en aquellos tipos con base pluricelular.

La determinación de las dimensiones morfométricas en los tipos tricomáticos, se llevó a cabo por separado en cada material analizado por especie (Cuadro 1). En cada estructura se hicieron 20-30 mediciones, para establecer un intervalo de variación en cada caso. Las fotografías de los tricomas se tomaron con una cámara incorporada al microscopio; también se elaboraron dibujos a escala de los tipos tricomáticos. Los tipos básicos de tricomas son nombrados según Roe (1971) y la terminología de las descripciones está apoyada en Font Quer (1953), Stearn (1992) y Harris y Woolf Harris (1994).

Las características cualitativas del indumento, se observaron en los aclarados de lámina foliar y en especimenes de los herbarios CAR, MER, MERF, MY, MYF y VEN (Holmgren et al. 1990); el material desecado se examinó con un microscopio estereoscópico Leica MS5.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A. Caracterización morfológica de los tricomas.—Los tricomas están constituidos por: (a) la base, una estructura unicelular o pluricelular dispuesta e inmersa en el tejido epidérmico y (b) el cuerpo, constituido por la célula o grupos de éstas dispuestas sobre la base. En tricomas simples, el cuerpo incluye las células dispuestas sobre la base; mientras que en tricomas simples glandulares, el cuerpo se diferenció en pie y cabeza. El primer término se aplica a la célula o grupo de células que sostienen una estructura apical (unicelular o pluricelular y generalmente globosa u ovoide) que representa la cabeza.

Tricomas en *Solanum acerifolium*

1. Simples:

A. Base de 1–2 células, cuadrangulares o rectangulares. Cuerpo unicelular cónico, ancho en la base. (Figs. 1:1A y 2:D).

B. Base de 1–2 células. Cuerpo acicular, de 1–3 células uniseriadas, de tamaño desigual y de paredes delgadas. A veces se observaron tricomas con el cuerpo de 2 células, con la apical corta, ligeramente triangular y obtusa. (Fig. 1:1B).
Variaciones raras: ocasionalmente ocurren tricomas simples del subtipo 1B, con un radio lateral reducido originándose de la base.

C. Base pluricelular de células cuadrangulares a redondeadas. Cuerpo en forma acicular, de 3–4 células uniseridas. (Figs. 1:1C, 2:E, 2 F y 2 G).

2. Estrellados:

A. Base generalmente de 4 células pequeñas, cortas. Cuerpo mayormente de 4 radios laterales, ocasionalmente 3, equidistantes, unicelulares, aciculares, de tamaño ligeramente desigual, porrectos o levantados hacia el radio central en ángulo ligeramente menor a 45° Un radio central unicelular de longitud mayor a los laterales (Figs. 1.2A, 2:A, 2:B y 2.C).

3. Glandulares:

Cortos

A. Base unicelular redondeada, en ocasiones sobresale de la epidermis. Cuerpo: a) Pie de 1–2 células, en caso de 2 células la anterior a la cabeza es corta y ligeramente más ancha en la zona de conexión con la cabeza. b) Cabeza de 4 o más células, generalmente globosa a subglobosa u ovoidea, con la parte angosta conectada al pie. (Figs. 1:3A y 2:J).

Largos

A. Base de 1–2 células, prolongándose aproximadamente unos 15 mμ sobre la epidermis. Cuerpo: a) Pie de 2 células, la primera ligeramente lageniforme, la segunda corta y pequeña. b) Cabeza de 3 células, globosas y con contenido denso. (Figs. 1:3B y 2:H).

B. Base de 1–2 células, en ocasiones las células de la base presentan mayor grosor que las células epidérmicas típicas, por lo que se prolongan sobre la epidermis 7–15 mμ. Cuerpo: a) Pie de 3 células de tamaño desigual. b) Cabeza generalmente unicelular, ovoidea con contenido denso. (Figs. 1:3B y 2:I)

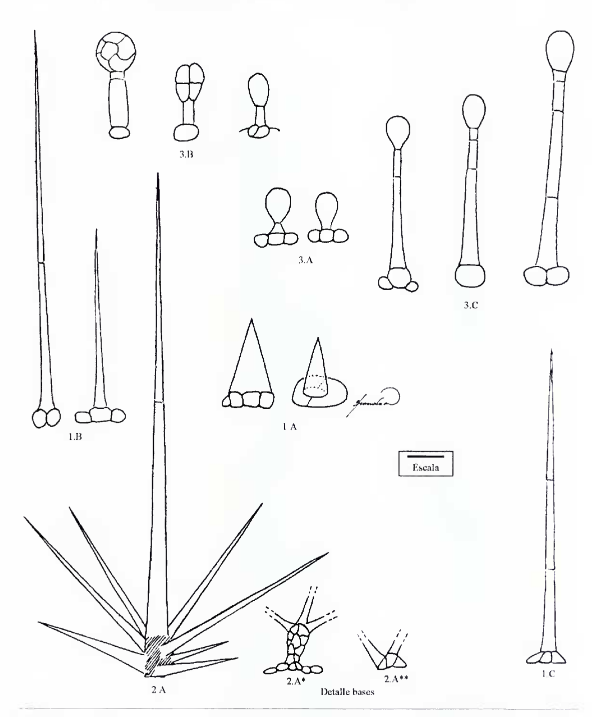


Fig. 1. Tipos de tricomas en *S. acerifolium*. 1) Simples, subtipos: A, B y C. 2) Estrellado, subtipo: A. 3) Glandulares, subtipos: A, B y C. Escala: 1C: 30 µm. 1A, 1B, 3A, 3B, 3C: 50 µm. 2A: 100 µm.

Tricomas en *Solanum agrarium*

1. Simples:

- **A.** Base unicelular redondeada; cuerpo acicular o ligeramente cónico, de 1-2 células; cuando dos, éstas de diferente longitud, generalmente la primera más larga. (Figs. 3:1A y 4:J).
- **B.** Base unicelular obtusa piriforme (lageniforme), notablemente proyectada sobre la epidermis; cuerpo acicular, de 1-2 células. (Fig. 3:1B).

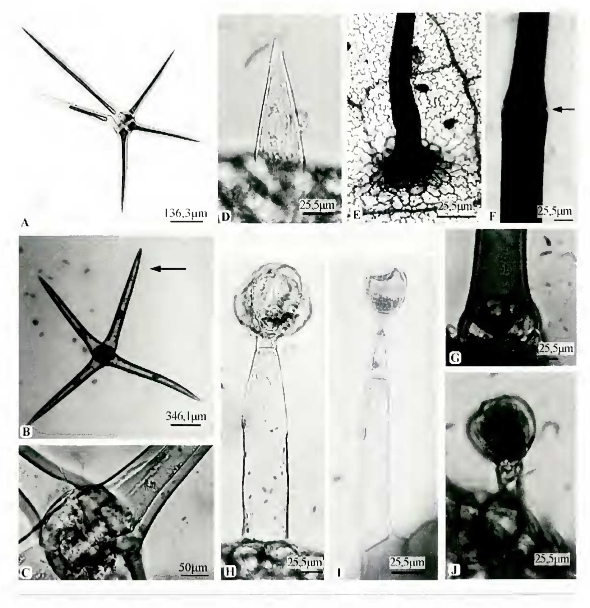


Fig. 2. Tricomas en *S. ocerifolium*. Tricomas estrellados: A) De cuatro radios laterales. B) De tres radios laterales, el radio central señalado con la flecha. C) Detalle de la zona de origen de los radios laterales. Tricomas simples: D) Subtipo 1A. E) Detalle de la base pluricelular en tricoma subtipo 1C. F) Señalado con la flecha, se muestra en detalle la zona de unión de las células del cuerpo de un tricoma subtipo 1C. G) Detalle en sección transversal de la base pluricelular de tricoma subtipo 1C. Glandulares: H) Subtipo 3B. I) Subtipo 3C. J) Subtipo 3A.

C. Base unicelular cuadrangular; cuerpo alargado, grueso y formado por 4 células cortas, con paredes ligeramente gruesas. (Fig. 3:1C).

D. Base pluricelular, prolongándose ligeramente por encima de la epidermis; cuerpo acicular, de 2–4 células. (Figs. 3:1D, 4:G y 4:H).

2. Estrellados:

A. Cuerpo de 3 radios laterales, a veces 4 o 5, originándose de un punto común y colocados equidistantemente, unicelulares, aciculares, de tamaño desigual y porrectos. Un radio central unicelular ligeramente más largo que los laterales. (Figs. 3:2A, 4:A, 4:B y 4:C).

B. Cuerpo de 3 radios laterales, aciculares, unicelulares, de tamaño ligeramente desigual,

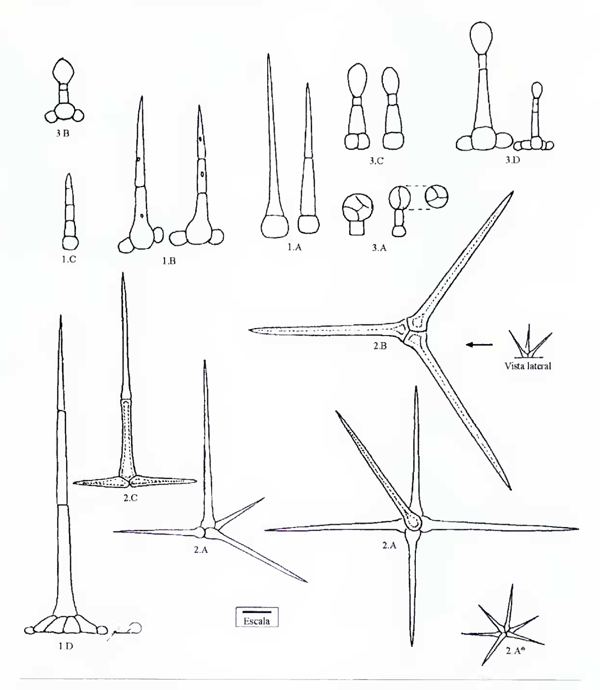


Fig. 3. Tipos de tricomas en *S. agrarium*. 1) Simples, subtipos A, B, C, y D. 2) Estrellados, subtipos A, B, y C. 3) Glandulares, Subtipos A, B, C, y D. Escala: 1A, 1B, 1C, 1D, 3A, 3B, 3C y 3D: 50 μm. 2A, 2B y 2C: 100 μm. 2A*: 200 μm.

originándose de un punto común y dispuestos en ángulo de unos 45° respecto al plano de la epidermis. (Figs. 3:2B y 4:D).

Muy raras veces se observó para el subtipo 2B, un pedícelo alargado de 1–2 células, que levanta notablemente los radios sobre la epidermis. Otra variación muy poco frecuente, es el subtipo 2B con numerosos radios laterales, finísimos y un radio central, ligeramente más grueso.

C. Cuerpo de 2 radios laterales unicelulares originándose de un punto común, aciculares, de tamaño ligeramente desigual, porrectos, rara vez ligeramente oblicuos; un radio central acicular, más largo que los radios laterales, de 1–2 células, cuando 2 la primera con paredes ligeramente gruesas. (Figs. 3:2C, 2:E y 2:I).

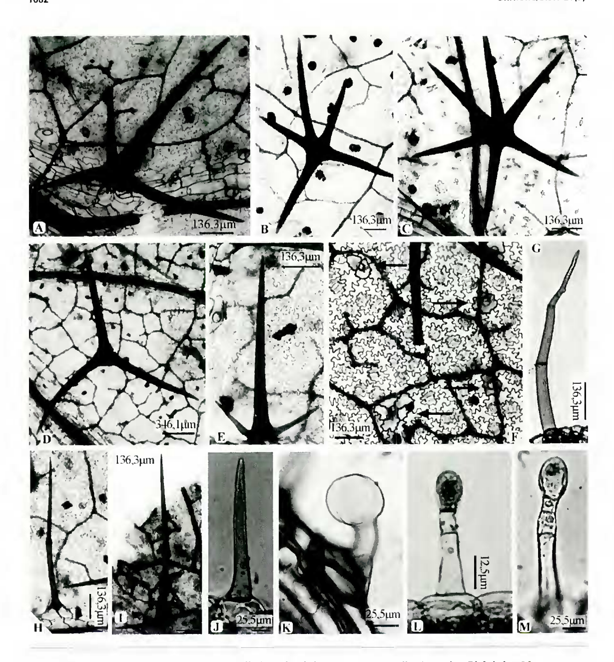


Fig. 4. Tricomas en *S. agrarium*. Tricomas estrellados: A) Subtipo 2A, con tres radios laterales. B) Subtipo 2A, con cuatro radios laterales. C) Subtipo 2A, con 5 radios laterales. D) Sub tipo 2B. E) Subtipo 2C, con el radio central unicelular. I) Subtipo 2C, con el radio central bicelular. Tricomas simples: G) Subtipo 1D. H) Subtipo 1A. J) Subtipo 1A. Tricomas glandulares: K) Subtipo 3A. L) Subtipo 3D. M) Subtipo 3D. F) Epidermis abaxial (VF) se muestra señalado con las flechas, bases de tricomas de 1,2 y 5 células.

3. Glandulares:

Cortos y medianos

A. Base unicelular. Cuerpo: a) Pie unicelular cilíndrico, corto a ligeramente alargado. b) Cabeza de 1–4 células. (Figs. 3.3A y 4 K)

B. Base unicelular. Cuerpo: a) Pie de 2 células, la primera célula alargada y ligeramente ancha hacia la base, luego una célula pequeña cuadrangular. b) Cabeza unicelular aovada a romboide ligeramente aguda hacia el ápice (Fig. 3.3B).

Largos

A. Base de 1-2 células. Cuerpo: a) Pie de 2 células, la primera alargada, más ancha en la base, la segunda corta y ligeramente rectangular. b) Cabeza unicelular, aovada y alargada. (Fig. 3:3C).

B. Base unicelular, a veces muy desarrollada y sobresale de la epidermis. Cuerpo: a) Pie de 2-3 células de tamaño diferente, la célula próxima a la cabeza, corta. b) Cabeza unicelular aovada y angosta hacia la parte inferior. (Figs. 3:3D. 4:L, 4:M).

Tricomas en *Solanum capsicoides*

1. Simples:

A. Base unicelular grande, prolongándose ligeramente sobre la epidermis. Cuerpo unicelular de forma cónica-alargada, casi acicular hacia la parte superior. (Figs. 5:1A y 6:A).

B. Base con 2-3 células, cuerpo cónico, de 3 células con paredes ligeramente gruesas y con un ligero engrosamiento de la pared celular, en las zonas de unión de las células. (Figs. 5:1B y 6:C).

C. Base pluricelular. Cuerpo acicular de hasta 6 células, de longitud desigual; la primera algo ancha hacia la zona de unión con la base del tricoma. (Fig. 5:1C).

D. Base pluricelular de 3 capas, prolongándose notablemente sobre la epidermis. Cuerpo delgado en forma de "látigo," de 4-5 células alargadas. (Figs. 5:1D y 6:A).

2. Glandulares:

Cortos y medianos

A. Base unicelular redondeada. Cuerpo. a) Pie unicelular, alargado-rectangular o corto-cuadrangular. b) Cabeza de 1-2 células, aovada. (Figs. 5:2A y 7:B).

B. Base de 1-2 células cuadrangulares. Cuerpo: a) Pie alargado-rectangular o ligeramente-ancho hacia la base, de 1-2 células; cuando 2 la anterior a la cabeza es más corta. B) Cabeza globosa, grande, de 4 o más células, a veces con un angostamiento en la zona de unión con el pie. (Figs. 5:2B. 7:A, 7:B y 7:C).

Largos

A. Base de 1-2 células, prolongándose ligeramente sobre la epidermis. Cuerpo: a) Pie generalmente de 2 células o unicelular; cuando 2 células, la segunda corta y cuadrangular. b) Cabeza uni ó pluricelular. (Figs. 5:2C, 7:D y 7:E).

Tricomas en *Solanum mammosum*

1. Simples:

A. Base de 1-3 ligeramente de la epidermis. Cuerpo acicular generalmente de 3-4 células. (Fig. 8:1C).

2. Estrellados:

A. Base pluricelular corta o alargada, pedicelada, formando una estructura a modo de papila (Fig. 8:2A*), rara vez la base no pedicelada (Figs. 8:2A** y 9:C). Radios laterales hasta 8, unicelulares, de longitud desigual y originándose de diferentes puntos; rara vez radios laterales bicelulares. El radio central acicular generalmente de 2 células, la primera más larga y de paredes ligeramente engrosadas. (Figs. 8:2A, 9:A y 9:B).

3. Glandulares:

Cortos

A. Base unicelular de células redondeadas. Cuerpo: a) Pie generalmente ausente; cuando presente, muy corto, unicelular, ancho en la zona de unión con la base y estrecho en la zona de unión con la cabeza. b) Cabeza unicelular, ovoide y grande. (Figs. 8:3A).

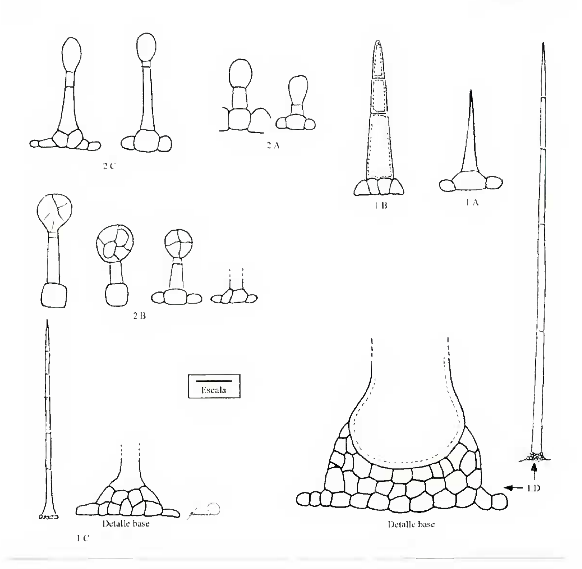


Fig. 5. Tipos de tricomas en *S. capsicoides*. 1) Simples, subtipos A, B, C y D. 2) Glandulares, subtipo: A, B y C. Escala: 1A, 1B, 2A, 2B, 2C y detalle base de 1D: 50 μm. 1C y 1D: 500 μm. Detalles base de 1C: 100 μm.

B. Base de 1-2 células. Cuerpo: a) Pie 1-2 células, ligeramente ancho. B) Cabeza de 1-5 células o más, ovoide a globosa. (Figs. 8:3B, 9.I y 9.F).

Largo

A. Base de 1-3 células redondeadas, a veces prolongándose sobre la epidermis. Cuerpo. a) Pie de 2-4 células; cuando 4 la última es estrecha en su parte inferior y ligeramente más ancha en la zona de unión con la cabeza. b) Cabeza de 1-varias células, ovoide a ligeramente alargada (Figs. 8.3C, 9:G y 9H).

B. Caracterización cuantitativa de los tipos tricomáticos y su ubicación topográfica en la hoja.—Las dimensiones de los tricomas determinadas para cada una de las especies tratadas (Cuadros 2, 3, 4 y 5) están referidas a la longitud de los diferentes tipos de tricomas, grosor en sección transversal (ST) de la base, diámetro en vista frontal (VF) en bases pluricelulares, longitud del cuerpo del pie o de los radios y longitud de la cabeza en tricomas glandulares.

Igualmente para cada tipo tricomático se señala la ubicación topográfica,

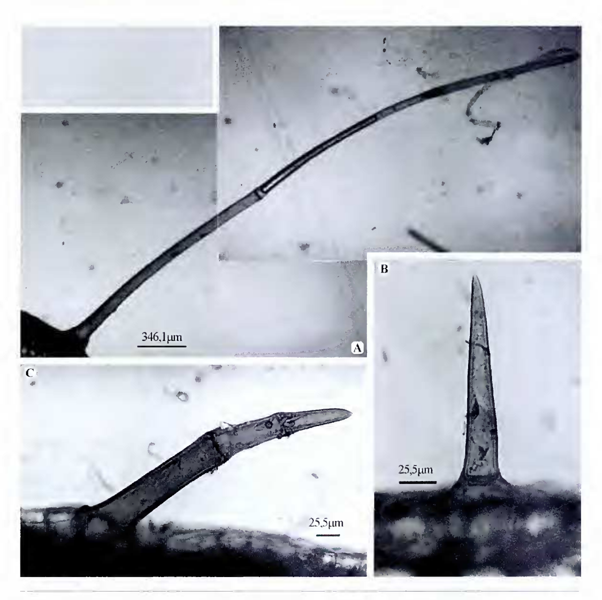


Fig. 6. Tricomas en *S. capsicoides*. Tricomas simples: **A)** Subtipo 1D. **B)** Subtipo 1A. **C)** Subtipo 1B.

según su ocurrencia en la lámina foliar: superficie adaxial y abaxial, nervadura media y pecíolo.

La familia Solanaceae y en especial el género *Solanum* exhiben una amplia riqueza de tricomas, rasgo importante en la sistemática de este grupo (Solereder 1908; Metcalfe y Chalk 1950; Seithe 1962). En correspondencia con ello, para cada una de las especies estudiadas se identificaron patrones consistentes de diferentes formas de tricomas.

Las especies estudiadas mostraron tricomas estrellados de pocos radios y ocurriendo sólo en la cara abaxial de la hoja (excepto en *S. capsicoides*); igualmente presentaron tricomas simples de pocas células, hialinos o translúcidos y a veces tricomas simples con radios vestigiales en la base, como se observó en *S. acerifolium*. Todos estos rasgos se han mencionados para el indumento en especies de la secc. *Acanthophora* (Nee 1991).

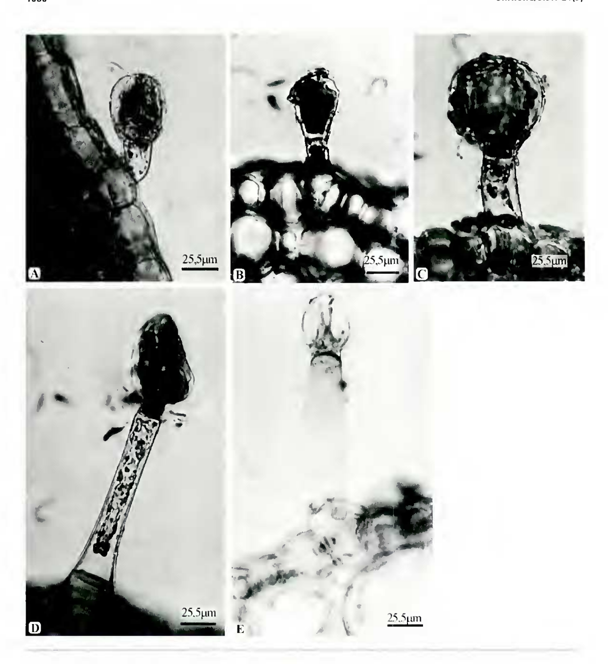


Fig. 7. Tricomas en *S. capsicoides*. Tricomas glandulares: A) y B) Subtipo 2A. C) Subtipo 2B. D) y E) Subtipo 2C.

De las especies aquí tratadas, *S. acerifolium* presenta menor variabilidad en el tipo de tricoma estrellado con respecto a *S. agrarium*, en la que ocurren 3 subtipos, de los cuales uno carece de radio central (Fig. 3:2B y Fig. 4:D). En esta última especie destaca igualmente, el tricoma simple de base lageniforme en la nervadura principal (Fig. 3:1B). *Solanum capsicoides* se diferencia del resto de las especies, porque carece de tricomas estrellados; siendo la única especie de la sección con esta característica (Nee 1991). Asimismo, en esta especie se encontró un tricoma simple en forma de látigo (Fig. 5:1D y Fig. 6:A), que resalta por sus dimensiones (5.9–6 mm de largo), por su base pluricelular y por ocurrir exclusivamente en la epidermis del pecíolo.

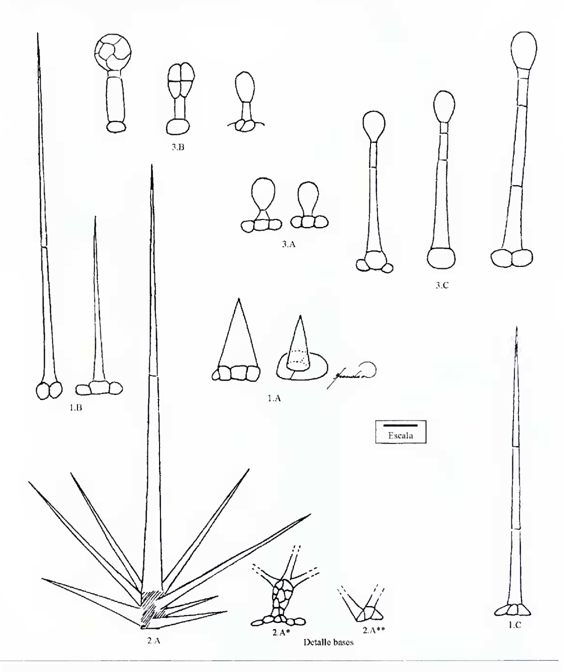


Fig. 8. Tipos de tricomas en *S. mammosum*. 1) Simples, subtipos. A, B, y C. 2) Estrellado, subtipo: A, con dos variantes para la base según 2.A* y 2.A. 3) Glandulares, subtipos: A, B y C. Escala: 1A, 1B, 2A**, 3A, 3B, y 3C: 50µm. 1C y 2A*: 100 µm. 2A: 125µm.**

D. Características generales del indumento foliar.—Los tricomas estrellados ocurren en 3 de las especies analizadas (*S. acerifolium*, *S. agrarium* y *S. mammosum*) exclusivamente en la superficie abaxial de la hoja, por su parte, *S. capsicoides*, que carece de este tipo de tricoma. Igualmente otro rasgo generalizado, es la presencia de tricomas simples y glandulares.

El indumento registrado cualitativamente para las especies es:

Solanum acerifolium: indumento velloso en hojas jóvenes, luego puberuloso hasta

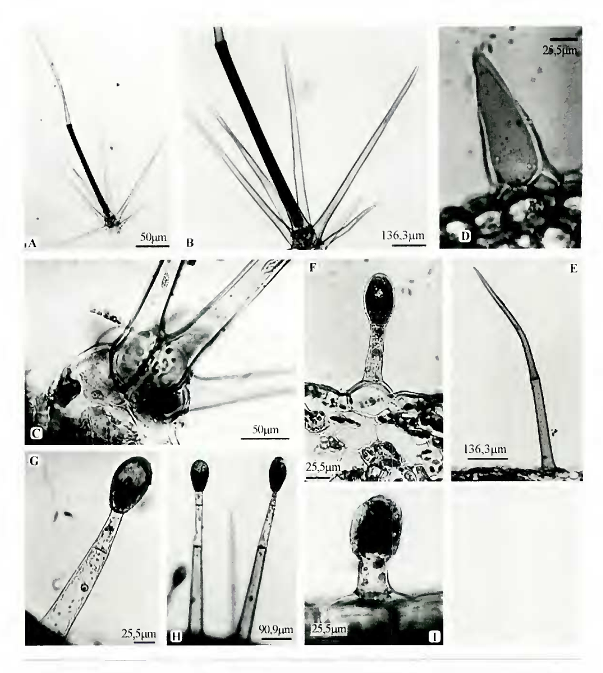


Fig. 9. Tricomas en *S. mammosum*. Tricomas Estrellados: **A)** Vista lateral del Subtipo 2A. **B)** Detalle de los radios laterales y la primera célula del radio central. **C)** Detalle en sección transversal de una base ancha y no pedicelada. Tricomas simples: **D)** Subtipo 1A. E) Subtipo 1C. Tricomas glandulares: F) G) y H) Subtipo 3C. I) Subtipo 3B.

pubescente, los tricomas simples con densidad más o menos constante en ambas caras; los estrellados dispersos con tendencia a concentrase en el tercio basal de la lámina.

Solanum agrarium: indumento pubéruloso hasta velloso, con mayor densidad sobre los nervios; tricomas estrellados de 3 y 4 radios laterales, menos común de 2 y 5 radios laterales. Los tricomas estrellados con tendencia a ubicarse con mayor densidad hacia los tercios basal y apical de la hoja.

Solanum capsicoides: indumento de tricomas simples, pubéruloso hasta velloso,

Cuadro 2. Morfometría y ubicación de tricomas en la hoja de *Solanum acerifolium*.

Tipo Básico	Sub Tipo	Base		Cuerpo				Ubicación topográfica
				Pie		Cabeza		
		N° de células	Grosor y/o diámetro Aproximado en Vista frontal (µm)	N° de células ó N° de radios	Longitud µm del cuerpo, pie ó radios	N° de células	Longitud (µm)	
1. Simple	A	1-2	g: 17–25	1	c: 18–237	-	-	L: ad, ab; NP,
	B	1-3	g: 15–37	1–3	c: 08–422	-	-	L: ad, ab. NP, Pe.
	C	Pluricelular	g: 55–179. Ø: 125–520	3-4	c: 25–1100	-	-	L: ad, ab.
2. Estrellado	A	Pluricelular	g: 6.8	r: 5	r: 217 - 625	-	-	L: ab.
3. Glandular	A	1	g: 12–25	1–2	p: 17–38	4–6	17–38	L: ad, ab. NP, Pe.
	B	1–2	g: 27–40	2	p: 142–170	3	55–67	L: ad, ab. NP, Pe.
	C	1-2	g: 27– 42	3	p: 97–455	Pluricelular	25–68	L: ad, ab. NP, Pe.

g: grosor. **Ø**: diámetro en vista frontal. **c**: longitud del cuerpo. **p**: longitud del pie. **r**: longitud de radios **L**: lámina foliar. **ad**: superficie adaxial. **ab**: superficie abaxial. **NP**: nervadura principal. **Pe**: pecíolo.

Cuadro 3. Morfometría y ubicación de tricomas en la hoja de *Solanum agrarium*.

Tipo Básico	Sub Tipo	Base: N° de células	Base: Grosor y/o diámetro Aproximado en Vista frontal (μm)	Cuerpo – Pie: N° de células ó N° de radios	Cuerpo – Pie: Longitud μm del cuerpo, pie ó radios	Cuerpo – Cabeza: N° de células	Cuerpo – Cabeza: Longitud (μm)	Ubicación topográfica
1. Simple	A	1	g: 25–55	1–2	c: 132–330	-	-	L: ad, ab. NP, Pe.
	B	1	g: 82–113	1–2	c:162–187	-	-	NP.
	C	1	g: 30–37	4	c: 110–125	-	-	NP.
	D	Pluricelular	g: 30–50. ∅: 120–273	3–4	c: 875–2125	-	-	L: ad, ab.
2. Estrellado	A	-	-	r: 4–6	r: 270–825	-	-	L: ab.
	B	-	-	r: 3	r: 500–700	-	-	L: ab.
	C	Pluricelular	-	r: 2–3	r: 200–790	-	-	L: ab.
3. Glandular	A	1	p: 12–25	1	p: 22–47	1–4	17–32	L: ad, ab. Pe
	B	1	p: 25–37	2	p: 35–65	1	30–55	L: ad, ab. NP, Pe.
	C	1–2	p: 12–37	2–3	p: 37–70	1	50–67	L: ad, ab. NP, Pe.
	D	1	p: 25–38	2–3	p: 50–115	1	31–52	L: ad, ab. NP, Pe.

g: grosor. **∅**: diámetro en vista frontal. **c**: longitud del cuerpo. **p**: longitud del pie. **r**: longitud de radios **L**: lámina foliar. **ad**: superficie adaxial. **ab**: superficie abaxial. **NP**: nervadura principal. **Pe**: pecíolo.

Cuadro 4. Morfometría y ubicación de tricomas en la hoja de *Solanum capsicoides*.

Tipo Básico	Sub Tipo	Base		Cuerpo				Ubicación topográfica
				Pie		Cabeza		
		N° de células	Grosor y/o diámetro Aproximado en Vista frontal (μm)	N° de células N° de radios	Longitud μm del cuerpo, pie ó radios	N° de células	Longitud (μm)	
1. Simple	A	1	47–52	1	c: 115–130			L: ad, ab. NP, Pe.
	B	2–3	g: 9–15 Ø: 30–35	3	c: 150–170	-	-	L: ad, ab.
	C	Pluricelular	g: 50–90 Ø: 125–250	3–7	c: 210–2925			L: ab, ad.
	D	Pluricelular	g: 62–95 Ø: 255–273	4–5	c: 5900–6000			Pe.
2. Glandular	A	1–2	g: 15–25	1	p: 22–37	5–6	22–100	L: ad, ab. NP, Pe.
	B	1	g: 15–22	1–2	p: 30–53	2–4	37–52	L: ad, ab. NP, Pe.
	C	1–2	g: 30–35	1–2	p: 77–97	1	20–42	L: ad, ab. NP, Pe.

g: grosor. **Ø:** diámetro en vista frontal. **c:** longitud del cuerpo. **p:** longitud del pie. **L:** lámina foliar. **ad:** superficie adaxial. **ab:** superficie abaxial. **NP:** nervadura principal. **Pe:** pecíolo.

Cuadro 5. Morfometría y ubicación de tricomas en la hoja de *Solanum mammosum*.

Tipo Básico	Sub Tipo	Base: N° de células	Base: Grosor y/o diámetro Aproximado en Vista frontal (μm)	Cuerpo: Pie: N° de células ó N° de radios	Cuerpo: Pie: Longitud μm del cuerpo, pie ó radios	Cuerpo: Cabeza: N° de células	Cuerpo: Cabeza: Longitud (μm)	Ubicación topográfica
1. Simple	A	1-3	g: 20–45	1	c: 45–107	-	-	L: ad, ab. Pe.
	B	1-2	g: 22–37	1–2	c: 250–500	-	-	L: ad, ab. NP. Pe.
	C	Pluricelular	g: 25–30. Ø. 75–112	2–5	c: 730–1360	-	-	L: ad, ab.
2. Estrellado	A	Pluricelular	g: 30–130. Ø:70–320	r: hasta 8	r laterales: 400–1250. r central: 1520–1730	-	-	L: ab.
3. Glandular	A	1	g: 15–20	0–1	p: 7–12	1	52–65	L: ad, ab. Pe.
	B	1–2	g: 17–25	1–2	p: 12–75	3–5	27–55	L: ad, ab. NP.
	C	1–3	g: 22–38	2–3	p: 70–220	1	40-87	L: ad, ab. NP, Pe.

g: grosor. **Ø:** diámetro en vista frontal. **c:** longitud del cuerpo. **p:** longitud del pie. **r:** radios **L:** lámina foliar. **ad:** superficie adaxial. **ab:** superficie abaxial. **NP:** nervadura principal. **Pe:** pecíolo.

con mayor densidad en la haz; tricomas escasos en el envés y con mayor densidad sobre los nervios.

Solanum mammosum: indumento pubescente, velutino, velloso o rara vez puberuloso, pelos simples y glandulares en ambas caras; tricomas estrellados de radios laterales más finos que el radio central.

D. Clave para las especies de *Solanum* sección *Acanthophora* de Venezuela, con base en tipos de tricomas.

1. Indumento con tricomas estrellados ausentes en ambas caras de la hoja ___ **S. capsicoides** All.
1. Indumento con tricomas estrellados en la cara abaxial de la hoja.
   2. Tricomas estrellados con pedicelo corto, radios laterales originándose de diferentes puntos ___ **S. mammosum** L.
   2. Tricomas estrellados sésiles, radios laterales originándose de un punto común.
      3. Tricomas con 4 radios laterales, en ocasiones con 3; radio central siempre presente y unicelular ___ **S. acerifolium** Dun.
      3. Tricomas estrellados con 2, 3, 4, o 5 radios laterales; radio central ausente en un tipo de tricoma con tres radios laterales y a veces bicelular en tricomas con dos radios laterales ___ **S. agrarium** Sendtn.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su gratitud a la Facultad de Agronomía, Vicerrectorado Académico y Concejo de Desarrollo Científico y Humanístico, todos de la Universidad Central de Venezuela, por la ayuda financiera. Igualmente a los herbarios CAR, MY, MYF, MER, MERF y VEN por el apoyo durante la consulta del material de herbario.

REFERENCIAS

AHMAD, K.J. 1964. Epidermal studies in *Solanum*. Lloydia 27:243–250.

D'ARCY, W.G. 1991. The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. In: Solanaceae III. Taxonomy, chemistry and evolution. J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee and N. Estrada-R., eds. The Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Surrey, UK. Pp. 75–137

DIZEO DE STRITTMATTER, C. 1973. Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Argent. Bot. 15: 127–129.

DUNAL, F. 1813. Histoire naturelle, médicale et économique des *Solanum*, et des genres qui ont eté confondus avec eux. Paris. Pp. 131, 218.

DUNAL, F. 1852. Solanaceae. En: DC. Prodr. 13(1):1–169.

FONT QUER, P. 1953. Diccionario de botánica. Editorial Labor. Barcelona, España.

GRANADA-CHACÓN, W.A. y C.E. BENÍTEZ DE ROJAS. 2004. Anatomía foliar de cuatro especies de *Solanum* L. sección *Acanthophora* Dunal en Venezuela. Acta Ci. Venez. 55:13–26

HARRIS, J.G. and M. WOOLF HARRIS. 1994. Plant identification terminology and illustrated glossary. Spring Lake Publishing. Utah, U.S.A.

HOLMGREN, P.K., N.H. HOLMGREN, and L.C. BARNETT 1990. Index herbariorum. I part. Eigth edition. International Assocition for Plant Taxonomy. New York Botanical Garden. USA. Pp. 570, 607, 611, 644.

METCALFE, C.R. and L. CHALK. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Vol. II. Clarendon Press, Oxford. Pp. 965–978.

NEE, M. 1991. Synopsis of *Solanum* Section *Acanthophora*: A group of interest for glycoalkaloids. In: Solanaceae III. Taxonomy, chemistry and evolution. J.G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee and N. Estrada-R., eds. The Royal Botanic Gardens and Linnean Society London. Pp. 257–266.

NEE, M. 1999. Synopsis of *Solanum* in the New World. In Solanaceae IV. M. Nee, D.E. Symon, R.N. Lester and J.P. Jessop, eds. Royal Botanic Gardens, Kew. Pp. 285–333.

PEÑA, E. y H. SARALEGUI. 1982. Técnicas de anatomía vegetal. Universidad de la Habana, Cuba. Pp. 97–97.

ROE, K.E. 1971. Terminology of hairs in the genus *Solanum*. Taxon 20:501–508.

ROTH, I. 1964. Microtécnica vegetal. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología. Imprenta Universitaria. Caracas. Pp. 20–29.

SAKAI, W. 1973. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. Stain Technol. 48:247–249.

SEITHE, A. 1962. Die Haararten der gattung *Solanum* L. Bot. Jahrb. Syst. 81:261–336.

SEITHE, A. 1979. Hair types as taxonomic characters in *Solanum*. In: The Biology and Taxonomiy of Solanaceae. J.G. Hawkes, R.N. Lester and A.D. Skelding, eds.. Linnean Soc. Symp., Ser. 7. Academic Press, London. Pp 307–319.

SHOBE, W.R. and N.R. LERSTEN. 1967. A technique for clearing and staining gymnosperm leaves. Bot. Gaz. 128:150–152.

SOLEREDER, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I. Claredon Press, Oxford. Pp. 575–583.

STEARN, W. 1992. Botanical Latin. History, grammar, syntax. terminology and vocabulary. Fourth Ed. Timber Press. Portland, Oregon.